

负子蝽的胚胎发育*

李 顺 珍

(中山大学昆虫学研究所, 广州 510275)

摘要 负子蝽 *Sphaerodema rusticus* Fabr. 的胚胎发育, 早期胚带面积大, 呈多叶状, 明显区分头、额、胸、腹叶。发育过程需经历胚带陷入、胚带隆起和胚胎反转三个明显的运动过程。中肠后原基先于前原基形成, 并且前、后原基伸展方式不同, 使中肠形成不同形态的前、后两部分, 两部分的细胞分化亦有差异。神经系统在发育过程中神经节趋于较大程度愈合, 腹部的神经节最终愈合为 1 个复合腹神经节, 胸部的神经节也愈合为 1 个复合胸神经节。本文还总结了胚胎发育时期与卵粒大小的关系, 讨论了负子蝽背器官解体的作用。

关键词 负子蝽 胚胎发育 消化器官 神经系统 背器官

负子蝽 *Sphaerodema rusticus* Fabr. 为水生半翅目昆虫, 以蚊子幼虫、蛹等为食, 是蚊子的重要天敌。Hoffmann (1925) 报道了负子蝽的生活史。周昌清等 (1985) 研究了负子蝽对致乏库蚊幼虫种群的控制效能。但过去未见有对负子蝽胚胎发育的研究报道, 仅程惊秋等 (1989) 曾报道大负子蝽 *Diplonychus major* Esaki 的卵壳结构和雄虫孵卵的生物学。本文报道负子蝽的胚胎发育。

材 料 和 方 法

在中山大学校园内的西洋菜地捕回负子蝽成虫, 于实验室内饲养, 待其产卵。产下的卵块放于湿润的棉花上, 使卵底部保持一薄层水浸润, 于 25℃ 恒温箱内发育。取不同发育时间的卵作光镜观察材料, 用 Bouin 或 Carnoy 固定液固定, 电镜扫描材料用 2.5% 戊二醛固定。然后剥除卵壳。光镜全形标本用酒精硼砂洋红染色。由于负子蝽卵的卵黄相当丰富, 经脱水和石蜡包埋后的卵黄粗而坚硬, 需按郑国锷 (1978) 的方法软后, 才可作连续切片。切片用苏木精、伊红染色。固定后的电镜材料经脱水, 临界点干燥, 喷金, 供扫描电镜观察。

结 果

负子蝽卵呈椭圆形, 顶部稍尖, 底部较钝圆, 腹面较平或稍凹陷, 背面隆起 (图 1)。卵淡黄褐色, 顶部颜色较深, 卵盖以下颜色渐浅。负子蝽卵的形状和大小随胚胎发育而改变, 大致情况如表 1。

胚胎发育过程:

本文于 1991 年 11 月收到。

* 本实验得到利翠英教授指导, 论文又承校阅, 特此致谢。

表 1 负子蝾胚胎发育阶段、胚胎形态与卵粒形状和大小

发 育 阶 段	胚胎形态和卵粒形状	卵粒大小 (mm)	
		长	宽
卵裂至胚体分节完成	图 2—7、图版 I:6	1.6—1.7	0.95—1.05
胚胎反转前	图版 I:7	1.7—1.8	0.95—1
胚胎反转完成	图 8、图版 I:8	1.75—2	1—1.1
背器官形成前	图 9、10	1.95—2	1
背器官形成	图 11	2.1—2.2	1.1
孵化前的若虫	图 12、图版 I:9	2.3—2.4	1.2—1.25

一、卵裂及胚盘形成 负子蝾卵卵黄丰富,周缘原生质层(图版 I:1, Pp)极薄。产卵后 12 小时,已开始卵裂。形成的星状卵裂细胞(图 2,Ce)分布于整个卵黄内。细胞持续分裂并逐渐向卵周质迁移。产卵后约 24 小时,大部分细胞移至卵周缘,形成整层合胞体(syncytium)(图版 I:2, Sc)。约经 2 至 4 小时后,合胞体逐渐呈现细胞分界,形成排列整齐的单层细胞,成为胚盘(图版 I:3, Bd)。部分仍留于卵黄中的细胞,成为消黄细胞。

二、胚带及胚膜形成 胚盘形成后约 2 小时,卵底部、卵背中下部和卵腹中部两侧及其中下部的胚盘细胞分裂旺盛,细胞层增厚,形成多叶状的胚带(图 3、4, Gb)。卵腹两叶状胚带原基以后发育为胚胎的头部,称头叶(图 3, H1);卵底部圆盆状原基发育为胸部,称胸叶(图 3、4, T1);头叶和胸叶间的小原基以后发育为口器附肢,称颚叶(图 3, G1);卵背原基发育为胚胎的腹部,称腹叶(图 4, A1)。形成胚带过程,胚带以外的细胞不再分裂并逐渐变薄,成为浆膜(图版 I:4、5, Se)。

形成胚带后 1 至 2 小时左右,胚带腹叶末端的弧形边缘开始向卵顶方向的卵黄浅表陷入(即胚带上升运动)。产卵后约 36 小时,腹叶已陷于卵黄,浆膜在陷入的胚带外方形成弧形的边缘(图 5, Ed)。随着胚带继续陷入,浆膜的弧形边缘渐向卵底方向延伸。产卵后约 45 小时,头叶两侧叶的前方外侧缘浆膜,同时在胚叶外方向胚带中轴伸展。产卵后约 48 小时,几个方向伸展的浆膜边缘,其侧边相遇接,在头叶形成一圆形边缘(图 6 Ed),约 1 小时后,闭合于头叶中央。

胚带陷入的同时,与浆膜相连的胚带边缘受浆膜牵引向外折起,形成羊膜层(图版 I:4、5, Am)。羊膜在浆膜和胚带间,随浆膜伸展,与浆膜同时闭合于头叶中央。

在陷入后期,胚带末端升至卵背近顶部,胚头随胚带上升移至卵底部(图 6),胚带增至最大长度。陷入运动使胚带腹叶陷于卵黄浅表,自后至前渐浅。胸叶和头叶仍在卵黄表面。

三、胚层形成 羊膜开始形成的同时,胚带中轴的细胞分裂旺盛,沿中轴两旁的细胞由后而前相对延伸,将中轴细胞挤于胚带内方,中轴两旁细胞相遇接,形成外胚层(图版 I:4, Ec)。被挤于外胚层之内的细胞(图版 I:4, Ic),向两侧伸展为单层细胞,成为胚胎的里层。两胚层同时向两侧伸展,外胚层仍为一单层细胞,而胚胎的里层,两侧细胞增殖较快,出现重迭成堆的细胞群(图版 I:11, Me),即中胚层。沿里层中央部分(自头至尾)

变薄,细胞变松,分离出一些游离细胞,成为血细胞(图版 II:13,Bc)。

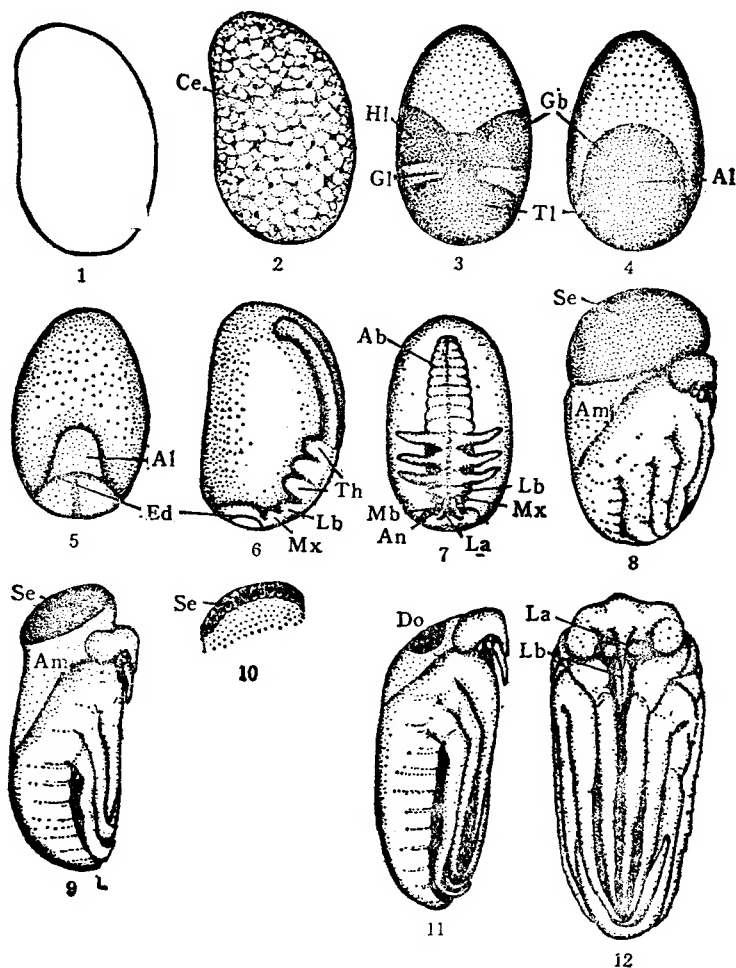


图 1—12 负子螭卵和胚胎形态

- 1.卵的侧观形态; 2.卵裂; 3、4.早期胚带(3.为卵腹面, 4.为卵背面);
5.卵背观,胚带陷入早期; 6.卵侧观,胚带陷入后期; 7.卵背观,胚体分
节完成; 8.卵侧观,胚胎反转完成; 9.浆膜细胞迁移至卵顶; 10.图 9
的浆膜细胞层; 11.背器官形成; 12.将孵化的若虫。
Ab. 腹节; Al. 腹叶; Am. 羊膜; An. 触角; Ce. 卵裂细胞; Do. 背器官;
Ed. 浆膜边缘; Gb. 胚带; Gl. 颧叶; Hl. 头叶; La. 上唇; Lb. 下唇;
Mb. 上颚; Mx. 下颚; Se. 浆膜; Th. 胸节; Tl. 胸叶。

四、胚体分节及附器形成 负子螭的早期胚带已分为头、颧、胸、腹叶。在胚带陷入过程,胸叶首先分为三个胸节(图 6,Th)。颧叶随后依次形成成对的下唇、下颚和上颚原基。随着浆膜在头叶闭合,头叶依次形成触角,复眼和上唇原基。当胚带陷入完成,胚带头叶从卵黄表面向外方隆起,离开卵黄表面,连同羊膜和浆膜紧贴于卵黄膜,形成一隆起波。随着这隆起波自头叶向腹叶末端推进,胚带自头而后复贴于卵黄表面。这个过程,使胚带陷于卵黄部分升回卵黄表面,同时,腹叶呈现波浪形弯曲而形成 10 个腹节。

在胸叶分节的同时,各胸节两侧分别向外侧隆起形成胸足芽,以后逐渐增长形成胸足。

产卵后约 3.5 天,胚带分节更加明显,头叶中央出现口陷,两下唇原基(图 7, Lb) 以后逐渐向口陷下方聚拢、相合和增长,形成管状下唇(图 12, Lb); 上唇(图 7, La) 渐向下伸长,下端达下唇基部(图 12, La); 两上、下颚原基(图 7, Mb、Mx) 渐向口陷两侧靠拢(图 12), 向内长成两对口针,孵化时,从口内伸出插入下唇的管内。

五、体壁形成 在胚层形成初期,外胚层为均匀的单层细胞,细胞呈方型或稍呈柱型。随着中胚层形成和神经组织从外胚层陷入,外胚层中央部分(即胚体腹面中央)细胞渐变薄,分化为体壁细胞;两侧柱状细胞继续分裂增殖,沿背面卵黄块两侧向背方伸展,随着伸展,细胞渐变薄,最终相遇于背中央,称背合。背合先由尾部开始,然后渐向前伸展,最后在胸部背面前端完成整个背合。体壁发育完成。

六、胚动(胚胎反转) 产卵后约 4 天,已伸长并分节的三对胸足,由后胸足开始渐次向胚腹面弯曲并贴于腹面(图版 I:7)。这时,胚体位于卵背,腹面向外方,胚头位于卵底,胚末端向着卵顶方向。胚体稍缩短后,反转开始:胚头向后沿卵壳内表面向卵腹面运动,当头部刚转向卵腹面,即沿卵壳内表面向右上方运动。当胚体回复至卵背面时,反转完成。反转后的胚胎,仍位于卵背,胚腹向外,但胚头向上,胚末端位于卵底,胚体更为缩短,约为卵长的 $2/3$ (图 8、图版 I:8),胚体与卵等宽。以后,胚胎在这样的位置继续增长,直至若虫孵化。

七、器官形成 胚带的较后期,器官开始发生。器官发生的一般过程,与其它不全变态昆虫基本相似,唯消化道和神经系统发育的某些过程颇具特点。

1. 消化器官及马氏管形成: 产卵后约 3.5 天,胚头部中央出现凹陷,即口陷。凹陷向内延伸形成口陷管。管的前段宽扁(图版 II:13, Sto),后方成小细管,盲端与头叶内的卵黄表面接触。胚胎反转后,随卵黄块消化和胚体向卵顶增长,口陷管盲端向头后上方延伸。当胚头升至卵顶后,口陷管盲端亦随缩小的卵黄块向头后下方延伸,形成细管状前肠(图版 II: 17、19, Fg)。

口陷出现不久,胚带腹部背面末端向内陷入,形成肛陷(图版 II:12, Pr)。随陷入部分细胞的增殖,陷入加深,形成小段盲管的后肠。产卵后约 4 天,盲端肠壁的背面两侧和腹面两侧分别向外突起,形成马氏管原基。与此同时,后肠盲端开启,并在前方形成中肠后部原基。这时,后肠仅是一短管,肠壁细胞仍继续旺盛分裂。胚胎反转后,增长的后肠初步分化为不同形态的两部分:具盲囊的直肠(图版 II:14, Re)和管状的迴结肠(图版 II:14, Il)。以后,这两部分肠壁继续增长并出现细胞类型的分化。至若虫孵化前,分化的直肠(图版 II:20, Re)壁薄,细胞之间以基部较小面积连接,细胞顶部向肠腔隆起或不规则状突起,形成较大的顶膜面积;而分化的迴结肠(图版 II:20, Il)壁较厚,柱状细胞排列紧密,细胞核整齐地位于细胞近基部,细胞层顶部边缘较规则。

如上所述,形成马氏管原基后,连接开启的后肠,形成一圈紧贴卵黄后极的细胞层,为中肠后部原基。后部原基分裂增殖,在后肠与卵黄块之间形成管状的中肠后段(图版 II: 14, Pmg)。由于卵黄块消化缩小较慢(即卵黄块底部上升慢),迅速增长的中肠后段受卵黄块的阻滞而渐呈盘曲状。

产卵后约 9 天,前肠已基本完成整个长度的发育。这时,环绕前肠的盲端和卵黄块前极,形成一单层中肠前原基并沿卵黄块表面向后伸展成中肠细胞层(图版 II:19, Cl)。与此同时,一直紧贴并环绕卵黄块后极的后原基(这时已是中肠后段的前缘)也开始沿卵黄块的后极向前伸展。产卵后约 9.5 天,沿卵黄块表面形成了长卵形的中肠前段。

分化的前、后两段中肠,再生细胞(图版 II:20, r)明显,但中肠后段(图版 II:20, Pmg)的肠壁细胞呈柱型,细胞质内空泡结构面积大,而中肠前段(图版 II:20, Amg)肠壁细胞扁型,细胞质内空泡结构明显较后段少。

2. 神经系统形成:当外胚层与里层形成,羊膜即将闭合时,外胚层自头叶至腹叶末端,沿中线两侧出现大型的成神经细胞。这些细胞分裂增殖并沿神经沟两侧向内突入,脱离外胚层,形成独立的神经组织。每一体节的神经组织发育为一对神经节(图版 I:11, Ga)。胚胎反转后,胚胎后部数腹节的神经节逐渐脱离各体节向前移,神经节相互间距离渐缩短,最终在腹部前部愈合为 1 个大的复合腹神经节(图版 I:10, Vcg)。胸部的神经节亦相互愈合为 1 个复合胸神经节(图版 I:10, Tcg)。头部神经节发育为脑(图版 I:10, Br)。这三个大神经节间,形成条状的神经索(图版 I:10, Nc)。

八、背器官形成及其解体对卵黄的影响 背器官是浆膜细胞聚集形成的。由于胚胎的反转运动,使羊膜破裂后返回胚胎背面的卵黄块表面(图 8、图版 I:8, Am),取代了原来浆膜的部分面积,浆膜上升至胚胎头部上方(图 8、图版 I:8, Se)。随着胚体增长,浆膜继续向上迁移,逐渐在卵顶背面形成单层柱状细胞结构(图 9、10, Se)。产卵后约 6.5 天,胚头升至卵顶,这层细胞的周缘向卵黄下沉,边缘翻于外方,成收小的陷口,形成小圆盆结构,位于胚头背下方,即背器官(图 11, Do)。背器官细胞层的核均位于细胞下部(向卵黄一方),形成整齐的深染带(图版 II:15, Do)。随后,整个背器官下沉,陷口收小至最终闭合,细胞向卵黄内伸长(图版 II:16, DO),浓缩的核和深染颗粒向下进入卵黄,背器官逐渐解体。解体后的细胞残余物呈深染颗粒(图版 II:17, Dg),沿卵黄块背中线向下分布并逐渐消失。解体部位及沿残余物分布部位的卵黄染色变浅,变成小卵黄球(图版 II:17, Vs),同时,在这些部位逐渐出现少量膨胀的细胞核并逐渐延及整个卵黄块内周缘。这些核破裂,释出一些微细颗粒(图版 II:18, Mg),微粒分布部位,卵黄消失。背器官解体部位,即卵黄块前部,微粒出现较早。随着这个部位微粒(图版 II:19, Mg)增加,中肠前原基形成。随着微粒沿卵黄块内周缘形成,沿卵黄块表面迅速形成中肠前段。在上述变化的同时,卵黄块迅速消化变小,至中肠前段形成时,肠腔内仅余少量未消化卵黄。

讨 论

1. 负子蟾胚带的陷入方式不同于荔枝蟾 *Tessaratomia papillosa* Drury (刘秀琼等, 1966)而与长红猎蟾 *Rhodnius prolixus* (Mellanby, 1936) 相似。这可能是因为负子蟾卵的形状及胚带形成位置均与荔枝蟾差别较大,与长红猎蟾则较近似。

2. 负子蟾的胚带陷入运动仅使腹叶陷于卵黄浅表,属不完全陷入。陷入运动一旦完成(即羊膜形成完成),胚带即以隆起运动升回卵黄表面。看来,负子蟾胚带的陷入运动,其主要作用是形成羊膜。胚带的隆起运动,实际是胚带的伸缩运动,它使胚带陷入部分迅速升回卵黄表面,同时使腹叶分节。

3. 负子蝽的中肠后原基先于前原基形成。它连接后肠前端并环绕卵黄块后极,在两者之间增殖伸长,形成管状的中肠后段。待前原基在卵黄块前极形成,即与先形成的中肠后段的前缘相向沿卵黄块表面伸展,形成长卵型的中肠前段,由此,中肠分化为不同形态的两部分。这种中肠形成方式,与其它一些半翅目昆虫有所不同。

4. 负子蝽的背器官是由胚胎反转后的浆膜细胞聚集形成。作为临时器官,形成后即逐渐解体。负子蝽背器官解体,能引起解体部位及其残余物分布部位的卵黄染色变浅并变成小卵黄球,随后,沿这些部位出现膨胀的细胞核,继而核破裂,释出微粒,微粒分布部位,卵黄消失。由此认为,负子蝽背器官的解体对卵黄有直接或间接的消化作用。

5. 卵黄块前部形成较多微粒时,中肠前原基出现。微粒沿卵黄块内周缘形成,沿卵黄块表面迅速形成中肠前段。看来,背器官解体引起的卵黄块变化,对中肠前段的形成有促进作用。

参 考 文 献

- 刘秀琼等 1966 荔枝椿象胚胎发育研究: I 胚胎发育过程中形态和生理的变化及温度对发育速度的影响。昆虫学报 15(3): 227—38。
- 周昌清等 1985 负子蝽对致倦库蚊幼虫种群控制效能的研究。生态科学 1: 54—61。
- 郑国锷 1978 生物显微技术。第73页。人民教育出版社。
- 程惊秋等 1989 大负子蝽卵壳结构和雄虫孵卵生物学的研究。昆虫学报 32(2): 251—3。
- Hoffmann, W. E. 1925 The life history of *Sphaerodema rusticus* Fabr. (Hemiptera, Belostomatidae). *Lingnaam Agricultural Review*. 3(2):167—78.
- Mellanby, H. 1936 The early embryonic development of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Heteroptera). *Q. J. Microsc. Sci.* 78:71—90.

THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *SPHAERODEMA RUSTICUS*

LI SHUN-ZHEN

(Research Institute of Entomology, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

A microscopic investigation on the embryonic development of *Sphaerodema rusticus* was conducted and the result indicates that the germ band occupies a large area on the surface of the yolk in the egg and is polylobed in shape. It is divided into the cephalic, gnathal, thoracic and abdominal lobes. In addition to anatrepsis, which caused the germ band partly immersing into the yolk, and katatrepsis, the germ band from the head to the end of the abdomen had an arched movement just after anatrepsis, which resulted in the rising back of germ band to the dorsal surface of yolk and segmentation of the abdominal lobe. In the formation of the midgut, the post-rudiment was formed prior to the fore-rudiment, and they showed some difference in mode of extension, so that the midgut was differentiated into two parts morphologically—the tubular posterior portion and the elongated ovoid anterior portion. During the development of the nervous system, the ganglia tended to fuse and the abdominal ganglia finally fused into a compound ganglion and so did the thoracic ganglia. The relationship between the developmental stage of the embryo and the size of the egg was noticed and the function of the disintegrating dorsal organ discussed.

Key words *Sphaerodema rusticus*—embryonic development—digestive system—nervous system—dorsal organ.

